BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

41

N° 278 JANVIER-FÉVRIER 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 278, janvier-février 1975, Sciences de la Terre 41

Anatomie et position systématique des Galéaspides (Vertebrata, Cyclostomata), Céphalaspidomorphes du Dévonien inférieur du Yunnan (Chine)

par Philippe Janvier *

Résumé. — Une nouvelle interprétation de l'anatomie des Galéaspides du Dévonien inférieur du Yunnan est ici proposée, sur la base de découvertes récentes concernant l'anatomie du complexe naso-hypophysaire et l'innervation du système de la ligne latérale chez les Ostéostracés et les Pétromyzontides. Il apparaît ainsi que les Galéaspides sont tous des Céphalaspidomorphes mais constituent une sous-classe à part. Un nouvel ordre, celui des Huananaspiformes, est créé pour le genre *Huananaspis*, bien différent des autres Galéaspides.

Abstract. — On the basis of new evidence concerning the structure of the naso-hypophysial complex and the lateral sensory line system in Osteostracans and Petromyzontids, a new interpretation of the anatomy of the Galeaspids is proposed. It appears that all Galeaspids belong to the Cephalaspidomorphs but constitute a subclass of their own, the Galeaspida. The genus *Huananaspis* surely represents a separate order among the Galeaspids, the Huananaspiforms.

Introduction

En 1965, le paléontologue chinois Liu Yü-hai, de l'Institut de Paléontologie des Vertébrés et de Paléoanthropologie de l'Academia Sinica de Pékin, publiait la première description de trois genres de Cyclostomes nouveaux provenant du Dévonien inférieur du district de Chutsing (Yunnan). Malheureusement, l'interprétation de ces formes nouvelles était fortement entachée d'erreur, notamment en ce qui concerne la position de la bouche et de l'orifice naso-hypophysaire. La position systématique de ces trois genres était elle-même douteuse : en effet, Liu Yü-hai plaçait les uns parmi les Ostéostracés au sein des Céphalaspidomorphes et les autres parmi les Hétérostracés au sein des Ptéraspidomorphes. Plus tard, Halstead (1967) rassembla deux de ces formes chinoises dans le nouveau superordre des Galeaspida, au sein des Céphalaspidomorphes. Dans le présent article, nous élevons les Galeaspida au rang de sous-classe, du fait que nous adoptons la classification de Stensiö (1968) et non celle de Halstead (1967) pour l'ensemble des Cyclostomes.

Nous tenons ici à donner une nouvelle description et, surtout, une nouvelle interprétation de ces formes qui sont du plus haut intérêt pour la connaissance des Cyclostomes fossiles et de leur évolution. Nous tenons également à préciser, à l'égard de notre collègue

* *Naturhistoriska Riksmuséet, Paleozoologiska avd., Stockholm 50 Suède.*

chinois Liu Yü-hai, qu'il ne s'agit en aucune manière d'une attaque visant son travail scientifique, mais d'une simple mise au point faite à la lumière de découvertes anatomiques récentes effectuées à partir des Ostéostracés du Spitzberg (Janvier, 1974 ; 1975 *a*).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Embranchement CHORDATA

Sous-embranchement Vertebrata

Super-classe **CYCLOSTOMATA** (Agnatha)

Classe Cephalaspidomorphi

Sous-classe **Galeaspida** [1] Tarlo, 1967

Définition. — Céphalaspidomorphes pourvus d'un bouclier céphalique ossifié, à exosquelette continu et pouvant présenter des sillons sensoriels. Bouche ventrale, s'ouvrant dans la partie antérieure de la chambre oralo-branchiale. Crêtes interbranchiales nombreuses et orifices branchiaux séparés. Orifice naso-hypophysaire primaire en forme soit de fente très allongée, soit de fente plus courte mais située au fond d'une dépression naso-hypophysaire formée de tissus mous et s'ouvrant antéro-dorsalement par une fenêtre de contour réniforme ou cordiforme. Yeux situés latéralement ou latéro-dorsalement. Champs sensoriels latéraux et dorsaux absents. Foramen pinéal très petit, situé en arrière des orbites et parfois absent. Sillon sensoriel supra-orbitaire très développé.

Remarques. — Les Galéaspides se rapprochent, par bien des aspects, des Ostéostracés. Ils possèdent, comme eux, un bouclier céphalique ou céphalo-thoraco-abdominal, une chambre oralo-branchiale et des processus cornuaux. Toutefois, ils en diffèrent par leurs sillons sensoriels larges et ouverts, par l'absence de champs sensoriels latéraux et dorsaux, par la forme de leur orifice naso-hypophysaire et par l'écartement de leurs orbites.

Ordre GALÉASPIFORMES Liu Yü-hai, 1965

Définition. — Galéaspides à bouclier céphalique plus large que long et à orifice naso-hypophysaire (primaire ou secondaire) en forme de fente très allongée, s'étendant presque depuis le bord antéro-médian du bouclier jusqu'au niveau des orbites.

1. Les noms de classe ou de famille construits à partir de noms se terminant par « *aspis* » ou « *lepis* » doivent, pour des raisons euphoniques, avoir des terminaisons en « aspida » ou « lepida » au lieu de « aspidida » ou « lepidida » (cf. Woodward, 1891).

Famille Galeaspidae Liu Yü-hai, 1965

Genre **Galeaspis** Liu Yü-hai, 1965

Galeaspis changi Liu Yü-hai, 1965
(Fig. 1A, 4K)

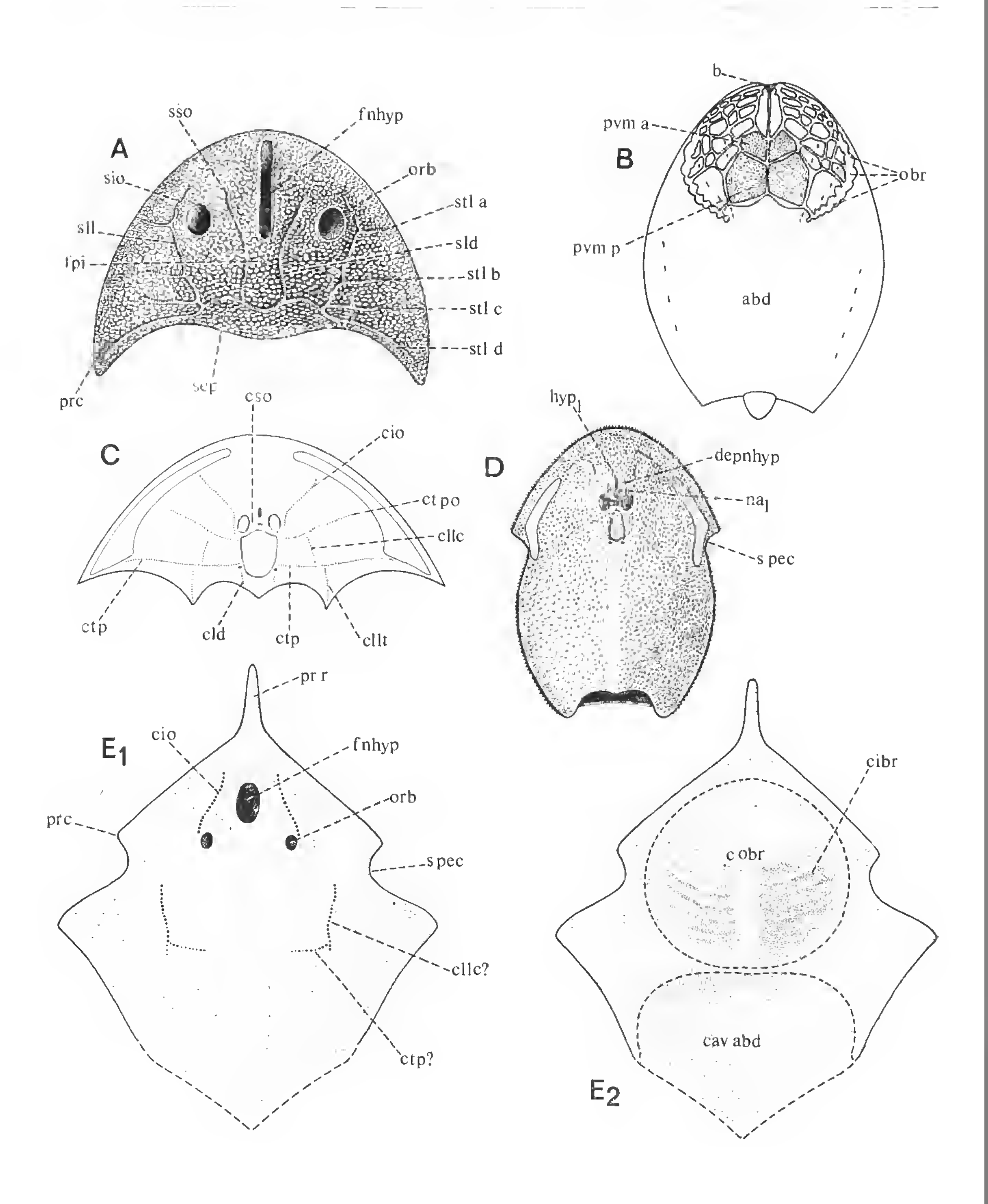
Cette forme, type de la sous-classe définie par Halstead en 1967, a été découverte dans le Dévonien inférieur du district de Chutsing, dans le Yunnan. Apparemment, *Galeaspis* ressemble fort à un Ostéostracé ; on y reconnaît le bouclier céphalique grossièrement semi-circulaire, les orbites (orb) en position dorsale et l'orifice naso-hypophysaire (fnhyp) en forme de fente très allongée antéro-postérieurement. Néanmoins, des différences tout aussi fondamentales apparaissent ; le système de la ligne latérale ne comporte pas de canaux fermés, comme ceux des Ostéostracés, mais de larges sillons assez comparables à ceux, par exemple, des Arthrodires. Les orbites, bien qu'occupant une position dorsale, sont nettement plus écartées l'une de l'autre que chez les Ostéostracés (fig. 1C et D) et elles sont situées en avant du foramen pinéal (fpi), lorsque celui-ci existe. Il n'y a apparemment pas de dépression naso-hypophysaire et l'orifice naso-hypophysaire (primaire ou secondaire) semble s'ouvrir au niveau-même de la surface du bouclier.

Le caractère le plus original des Galéaspiformes — et également des Polybranchiaspiformes — est le type de répartition des sillons sensoriels à la surface du bouclier (fig. 1A et $2A_1$). Nous en donnons ici une brève description.

Le sillon supraorbitaire (« sillon en V » in Liu Yü-hai, 1965) correspondant à la ligne sensorielle supraorbitaire (« ligne du nerf profond ») de l'ensemble des Vertébrés, devait être innervé par des fibres du nerf latéral accompagnant soit le nerf ophthalmique profond, soit le nerf ophthalmique superficiel. Il est l'homologue du canal supraorbitaire des Ostéostracés (cso, fig. 1C), très court chez ces derniers du fait de la réduction de l'espace interorbitaire (Janvier, 1974). Le sillon supraorbitaire, chez *Galeaspis*, s'anastomose postérieurement avec le sillon longitudinal dorsal (sld).

Le sillon longitudinal dorsal (sld), situé de part et d'autre du plan de symétrie du bouclier et à peu de distance de celui-ci, s'étend depuis l'extrémité postérieure du sillon supraorbitaire (sso) avec lequel il s'anastomose souvent, jusqu'à peu de distance du bord postérieur du bouclier. Chez *Galeaspis changi*, une commissure courbe (scp) unit entre eux les sillons longitudinaux dorsaux. Ceux-ci semblent du reste ne pas continuer en arrière de cette commissure.

Les sillons transversaux latéraux. Un nombre variable de sillons transversaux latéraux (stl), s'anastomosant entre eux par des commissures longitudinales mésiales (sll), s'étendent latéralement par rapport aux sillons longitudinaux dorsaux (sld). Le plus postérieur de ces sillons transversaux (stld) se prolonge mésialement par la commissure postérieure (scp) qui unit les deux sillons longitudinaux et s'étend latéralement jusque sur les processus cornuaux (pc). Enfin, les sillons commissuraux longitudinaux (sll) unissant les sillons


A
sso
fnhyp
sio
orb
sll
stl a
fpi
sld
stl b
stl c
stl d
prc
scp
B
b
pvm a
obr
pvm p
abd
C
cso
cio
ct po
cllc
ctp
cld
ctp
cllt
D
hyp
depnhyp
na
s pec
E1
pr r
cio
fnhyp
orb
prc
s pec
cllc?
ctp?
E2
cibr
c obr
cav abd

transversaux latéraux se fondent, vers l'avant du bouclier, en un sillon plus ou moins continu qui se prolonge latéralement par rapport aux orbites et correspond sans nul doute à une ligne infraorbitaire (sio).

Le sillon infraorbitaire (sio) occupe la même position que chez les Ostéostracés, mais il est discontinu. Après son passage au niveau des orbites, il oblique antéro-latéralement et semble se prolonger jusqu'au bord du bouclier.

L'interprétation de ces sillons par comparaison avec les canaux sensoriels des Ostéostracés est relativement aisée. Le sillon supraorbitaire (sso, fig. 1A), s'étendant de la région pinéale à la limite postérieure de la région ethmoïdienne, existe aussi sous la forme d'un canal chez les Ostéostracés (cso, fig. 1C), mais il est très réduit du fait du rapprochement considérable des orbites et de leur position plus postérieure. Le sillon longitudinal dorsal (sld) correspond, au moins dans sa partie postérieure, au canal sensoriel longitudinal dorsal que l'on peut observer sur l'exosquelette interzonal de la plupart des Ostéostracés (cld, fig. 1C), ainsi que chez les Pétromyzontides. Le sillon transversal commissural postérieur (scp) correspond sans doute au canal transversal postérieur (ctp) qui, chez les Ostéostracés, se prolonge latéralement de la même manière, jusqu'à la base des processus cornuaux de chaque côté. Les sillons transversaux antérieurs au sillon transversal commissural (stla-e, fig. 1A) devaient être innervés respectivement par des rameaux du nerf latéral accompagnant les nerfs vague, glossopharyngien et facial. Le plus antérieur d'entre eux (stla), formant une ramification latérale du sillon infraorbitaire (sio), devait correspondre au canal transversal postorbitaire des Ostéostracés (ctpo, fig. 1C). La partie céphalique de la ligne latérale principale (clle, fig. 1C), innervée par le rameau communicant du nerf latéral (chez les Ostéostracés et les Pétromyzontides), doit être représentée, chez les Galéaspides, par le sillon longitudinal festonné qui prolonge postérieurement le sillon infraorbitaire et qui unit les uns aux autres les sillons transversaux (sll, fig. 1A).

L'anatomie interne des Galéaspides est inconnue mais on peut supposer qu'elle devait être assez proche de celle des Ostéostracés. Ventralement, le bouclier céphalique présente

FIG. 1. — A, *Galeaspis changi* Liu Yü-hai, Dévonien inférieur de Chutsing (Yunnan, Chine) ; vue dorsale du bouclier céphalique, × 1 (d'après LIU YÜ-HAI, 1965, pl. 1). B, *Tremataspis* sp., Silurien supérieur d'Oesel (Esthonie) ; vue ventrale du bouclier céphalo-thoraco-abdominal et de la cloison suboralo-branchiale, × 2 (d'après ROBERTSON, 1938, fig. 2). C, *Benneviaspis* sp., Downtonien ; vue dorsale d'un bouclier céphalique composite destiné à montrer la répartition des principaux canaux sensoriels du système de la ligne latérale. D, *Didymaspis grindrodi* Lankester, Downtonien de Grande-Bretagne ; vue dorsale du bouclier céphalo-thoraco-abdominal, × 2 (d'après STENSIÖ, 1932, fig. 61 a). E, *Nanpanaspis microculus* Liu Yü-hai, Dévonien inférieur de Chutsing (Yunnan, Chine) ; E_1, vue dorsale du bouclier céphalo-thoracique ; E_2, vue ventrale du même avec, en pointillés, le contour probable de la chambre oralo-branchiale et de la cavité abdominale, × 1,5 (d'après LIU YÜ-HAI, 1965, pl. 2 : 1).

abd, partie abdominale du bouclier ; b, bouche ; cavabd, cavité abdominale du bouclier ; cibr, crête interbranchiale ; cio, canal infraorbitaire ; cld, canal longitudinal dorsal ; clle, partie céphalique de la ligne latérale principale ; cllt, partie thoracique du canal de la ligne latérale principale ; cobr, chambre oralo-branchiale ; cso, canal supraorbitaire ; ctp, canal transversal postérieur ; ctpo, canal transversal postorbitaire ; depnhyp, dépression naso-hypophysaire ; fnhyp, fenêtre naso-hypophysaire ; fpi, foramen pinéal ; hyp_1, orifice hypophysaire primaire ; na_1, orifice nasal primaire ; obr, orifices branchiaux externes ; orb, orbite ; pcr, processus cornual ; prr, processus rostral ; pvma, pvmp, plaques mésiales ventrales antérieures et postérieures ; scp, sillon commissural postérieur ; sio, sillon infraorbitaire ; sld, sillon longitudinal dorsal ; sll, sillon longitudinal latéral ; spec, sinus pectoral ; sso, sillon supraorbitaire ; stla, stlb, stlc, stld, stle, sillons transversaux latéraux.

probablement une vaste chambre oralo-branchiale dont la partie antérieure devait être occupée par la cavité buccale. La longueur démesurée de l'orifice naso-hypophysaire demeure déroutante (fig. 1A). Il nous semble impossible que l'ensemble de cet orifice corresponde à l'orifice naso-hypophysaire primaire des Ostéostracés et il est beaucoup plus probable qu'il soit en fait une fenêtre naso-hypophysaire (fnhyp), limitant une dépression ou un conduit naso-hypophysaire, et identique à celle existant, comme nous le verrons plus loin, chez les autres Galéaspides. Dans ce cas, l'orifice naso-hypophysaire primaire, c'est-à-dire celui que l'on observe chez les Ostéostracés, serait, chez les Galéaspides, situé au fond d'un conduit de tissus mous s'ouvrant à l'extérieur par la fenêtre naso-hypophysaire dont le contour varie selon les ordres.

Enfin, les orbites, plus larges que chez les Ostéostracés, étaient, comme chez ces derniers, entourées d'un bourrelet circum-orbitaire jouant probablement le rôle de point d'attache de la cornée dermoïde.

La surface de l'exosquelette, chez *Galeaspis changi*, est ornée de tubercules grossiers qui, selon Liu Yü-hai (1965), correspondraient chacun à une *tessera* polygonale.

Ordre POLYBRANCHIASPIFORMES Liu Yü-hai, 1965

Définition. — Galéaspides à bouclier céphalo-thoracique plus long que large. Fenêtre naso-hypophysaire secondaire réniforme et transversale. Grand nombre de crêtes interbranchiales.

Famille Polybranchiaspidae Liu Yü-hai, 1965

Genre **Polybranchiaspis** Liu Yü-hai, 1965

Polybranchiaspis liojaoshanensis Liu Yü-hai, 1965
(Fig. 2, 4L)

Cette forme, type de l'ordre des Polybranchiaspiformes, a également été décrite dans le Dévonien inférieur du Yunnan. Le bouclier céphalo-thoracique, légèrement plus long que large, ressemble, par son extension postérieure, à celui de l'Ostéostracé *Tremataspis* (fig. 1B). La chambre oralo-branchiale (cobr, fig. $2A_2$) occupe vraisemblablement la quasi-totalité de la partie ventrale du bouclier et était fermée, comme celle des Ostéostracés, par une épaisse cloison suboralo-branchiale (esobr), armée extérieurement par des plaques (pvmp, pvma) ou des *tesserae* exosquelettiques. Les crêtes interbranchiales (cibr), nombreuses et serrées, sont orientées antéro-latéralement. Les orifices branchiaux externes (obr_{1-4}) sont séparés les uns des autres et sont probablement au nombre de douze ou quatorze. Les orbites (orb) sont légèrement ovales, comme celles des Ostéostracés, assez larges et très écartées les unes des autres, se trouvant ainsi être plus proches du bord latéral du bouclier que du foramen pinéal (fpi). Ce dernier est situé en arrière de la limite postérieure des orbites et n'est pas toujours présent. La fenêtre naso-hypophysaire (fnhyp) est située

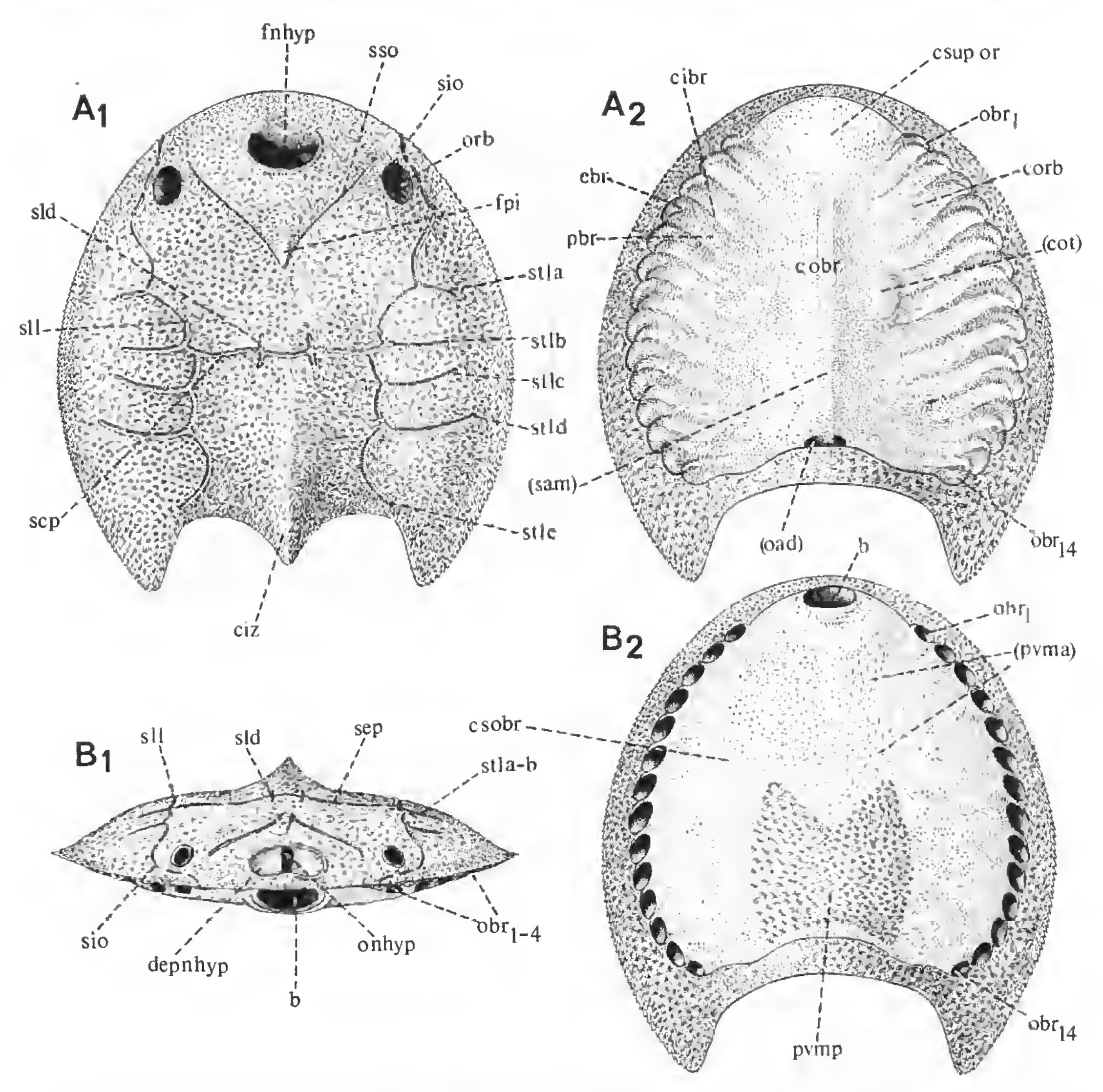


Fig. 2. — A, *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* Liu Yü-hai, Dévonien inférieur de Chutsing (Yunnan, Chine) : A_1, vue dorsale du bouclier céphalo-thoracique ; A_2, vue ventrale du même, × 1 (d'après Liu Yü-hai, 1965, pl. 2 : 2, 3, 4, pl. 3 et pl. 4). B, essai de reconstitution des parties molles du bouclier céphalo-thoracique de *Polybranchiaspis liaojaoshanensis* ; B_1, vue frontale ; B_2, vue ventrale, même échelle que pour A.

ciz, crête interzonale ; corb, bombement correspondant à l'emplacement de la cavité orbitaire ; (cot), bombement marquant probablement l'emplacement de la cavité otique ; csobr, cloison suboralo-branchiale ; csupor, champ supra-oral ; cbr, emplacement probable des atria extrabranchiaux ; (oad), orifice probable pour le passage de l'aorte dorsale et des veines cardinales antérieures ; onhyp$_1$, orifice naso-hypophysaire primaire ; pbr, emplacement probable des poches branchiales ; (sam), sillon probable pour l'aorte dorsale.

(*Autres abréviations, voir légende de la figure 1.*)

en avant des orbites ; c'est une large ouverture réniforme et transversale, entourée d'un léger bourrelet exosquelettique.

Les sillons sensoriels sont très comparables à ceux des Galéaspiformes mais les transversaux sont plus nombreux et s'étendent postérieurement sur toute la partie postéro-dorso-latérale du bouclier (stlc-e). Dans sa partie postéro-médio-dorsale, le bouclier porte une crête assez élevée (ciz) comparable à la crête occipitale ou interzonale de certains Ostéostracés. Les Polybranchiaspiformes semblent être dépourvus de sinus pectoral et leurs nagoires paires devaient être eukylosées, comme chez les Trématapidés (fig. 1B). Chez l'espèce *P. liujaoshanensis*, l'ornementation consiste en petits tubercules étoilés. L'exosquelette ne présente aucune trace de *tesserae* polygonales et semble être continu.

Sillons sensoriels

Le sillon supraorbitaire (sso) des Polybranchiaspiformes a sensiblement la même extension que celui des Galéaspiformes : toutefois, il en diffère par le fait qu'il se continue postéro-mésialement jusqu'en arrière du foramen pinéal où il rencontre son symétrique (comme celui des Hétérostracés), tandis que, chez les seconds (fig. 1A), il n'atteint pas le foramen pinéal et se continue postérieurement par le sillon longitudinal dorsal (sld).

Le sillon longitudinal dorsal, très réduit chez les Polybranchiaspiformes, n'apparaît que sous la forme d'un court sillon coupant perpendiculairement le sillon commissural transversal postérieur (scp).

Les sillons transversaux latéraux (stla-e) sont au nombre de quatre ou cinq : les plus postérieurs d'entre eux devaient certainement être innervés par des fibres du nerf latéral accompagnant le nerf vague.

Le sillon infraorbitaire (sio) est souvent discontinu et oblique brusquement vers le bord antéro-latéral du bouclier, après avoir dépassé la limite antérieure des orbites. C'est ce brusque changement de direction de la portion antérieure de ce sillon qui a fait croire à Liu Yü-hai (1965 : 133) que celle-ci était le prolongement antérieur du sillon supraorbitaire. En outre, ce fait confirme également l'idée selon laquelle le canal infraorbitaire des Ostéostracés aurait été, à l'origine, relié antéro-latéralement au canal oral hypothétique (Janvier, 1974).

Fenêtre naso-hypophysaire

La fenêtre naso-hypophysaire des Polybranchiaspiformes (fnhyp) est bien différente de celle des Galéaspiformes. C'est une vaste ouverture réniforme que Liu Yü-hai (1965) et Miles (*in* Moy-Thomas & Miles, 1971) ont estimé devoir être une bouche dorsale. En fait, il est beaucoup plus probable que cette fenestration corresponde non pas à l'orifice naso-hypophysaire lui-même, mais au bord de la dépression naso-hypophysaire (depnhyp) qui entoure cet orifice. Nous avons en effet démontré (Janvier, 1975) que le fond de la dépression naso-hypophysaire des Ostéostracés n'est autre que l'homologue de la « valvule » ou « collerette » naso-hypophysaire qui limite postéro-ventralement le conduit naso-hypophysaire des Pétromyzontides. Cette partie de la région ethmoïdienne des Ostéostracés est une fine lamelle osseuse qui peut avoir été membraneuse chez les Polybranchiaspiformes ainsi que, comme nous le verrons plus loin, chez les Huananaspiformes. Il est aussi possible que la simple préparation de cette structure fasse apparaître un orifice

naso-hypophysaire primaire en forme de fente et situé au fond d'une dépression dont cette fenêtre serait l'ouverture. Jusqu'à plus ample information il est donc préférable de considérer la fenêtre naso-hypophysaire des Polybranchiaspiformes comme l'équivalent d'un orifice naso-hypophysaire secondaire ou, tout au moins, comme la limite d'une dépression naso-hypophysaire (fig. $2B_1$).

Chambre oralo-branchiale

Pour autant que l'on puisse en juger par les photographies publiées par Liu Yü-hai (1965, pl. 2 : 2 et 4 : 1), la chambre oralo-branchiale (eobr) des Polybranchiaspiformes est surtout connue dans sa partie latérale. On sait, au moins, que le plafond de cette chambre comportait, comme chez les Ostéostracés, de nombreuses crêtes interbranchiales (cibr) limitant les compartiments branchiaux. La partie distale de chaque compartiment branchial semble former une dépression distincte, séparée du reste du compartiment par une légère crête oblique qui indique la limite probable entre la poche branchiale (pbr) et l'atrium extrabranchial (ebr). L'orientation des crêtes interbranchiales est antéro-latérale, comme chez les Ostéostracés Oligobranchiates. Ce fait indique clairement que la cavité buccale devait être assez spacieuse et repoussait postérieurement la partie proximale des crêtes interbranchiales les plus antérieures (fig. $2A_2$). On ne connait malheureusement rien de la partie médiane de la chambre oralo-branchiale, mais on peut supposer qu'elle devait ressembler à peu près à la partie correspondante de celle des Ostéostracés. Dans la reconstitution ici proposée (fig. $2A_2$), nous avons supposé l'existence d'un sillon pour la partie céphalique de l'aorte dorsale ainsi qu'un foramen aortique.

Cloison suboralo-branchiale

Liu Yü-hai a décrit (1965, pl. 2 : 3, 4 et pl. 3 : 3) quelques plaques, dont une complète qu'il considère comme des plaques dermiques armant la cloison suboralo-branchiale qui ferme ventralement la chambre oralo-branchiale. L'une de ces plaques (pvmp, fig. $2B_2$) présente deux bords latéraux convexes, un bord antérieur formant un angle rentrant aigu et un bord postérieur légèrement incurvé. Du fait qu'elle possède nettement un axe de symétrie, on peut conclure que cette plaque devait occuper une position médiane sur la face ventrale de la cloison suboralo-branchiale. En comparant cette pièce avec les plaques similaires connues chez l'Ostéostracé *Tremataspis*, nous avons remarqué que son contour correspondait assez exactement à celui des quatre plus importantes plaques ventro-mésiales postérieures de ce dernier (pvma, pvmp, fig. 1B), si l'on imagine celles-ci comme fusionnées en une seule grande unité médiane. C'est pour cette raison que, dans la reconstitution proposée ici (fig. $2B_2$), nous disposons la plaque décrite par Liu Yü-hai dans la partie postéro-médiane de la cloison suboralo-branchiale. En outre, d'autres plaques (pvma), plus petites, ainsi que de nombreuses *tesserae* isolées devaient également être logées dans l'épaisseur du derme de cette cloison.

Affinités de l'ordre des Polybranchiaspiformes

Les Polybranchiaspiformes apparaissent comme relativement proches des Galéaspiformes tant par l'aspect de leur exosquelette que par le mode de répartition des principaux

sillons sensoriels de la surface dorsale de bouclier céphalique ou céphalo-thoracique. Dans les deux ordres, la position des yeux par rapport au foramen pinéal et à la fenêtre naso-hypophysaire est sensiblement la même. La différence majeure entre les Polybranchiaspiformes et les Galéaspiformes réside dans le contour de cette fenêtre qui, chez les premiers, est réniforme et, chez les seconds, est une fente longitudinale médiane. Chez les Polybranchiaspiformes, le complexe naso-hypophysaire était contigu au plafond de la cavité buccale du fait de sa position très antérieure ; cette disposition indique peut-être que, chez eux, le tube adéno-hypophysaire n'était pas enfermé dans un carcan endosquelettique rigide, comme chez les Ostéostracés, mais était en contact avec la paroi du pharynx ou de la cavité buccale, comme chez les Pétromyzontides et pouvait, par conséquent, avoir le rôle de pompe aspirante et refoulante qu'on lui connaît chez ces derniers. Ceci expliquerait aussi l'existence d'un orifice naso-hypophysaire secondaire et d'un large conduit naso-hypophysaire (« sinus prénasal ») chez ces Céphalaspidomorphes chinois.

Ordre ? POLYBRANCHIASPIFORMES

Famille indét.

Genre **Nanpanaspis** Liu Yü-hai, 1965

Nanpanaspis microculus Liu Yü-hai, 1965
(Fig. 1E)

Décrite aussi dans le Dévonien inférieur du Yunnan, cette forme n'est connue que par un exemplaire, l'holotype, figuré par Liu Yü-hai (1965, pl. 2 : 1). D'après la photographie publiée par cet auteur, on s'aperçoit qu'il s'agit manifestement d'une forme très peu ossifiée et dont les structures de la face ventrale du bouclier se confondent avec celles de la face dorsale par suite de la fossilisation. Un phénomène semblable est observable sur bien des Ostéostracés du Spitzberg et l'on voit alors apparaître, dans un même plan, les crêtes interbranchiales (cibr) du plafond de la chambre oralo-branchiale et le contour des orbites ainsi que celui de l'orifice naso-hypophysaire, qui sont, eux, situés sur la face dorsale du bouclier. Ainsi voit-on, sur l'holotype de *Nanpanaspis microculus* (fig. 1E) à la fois les orbites (orb), la fenêtre naso-hypophysaire (fnhyp), quelques lignes sensorielles (sio, ctp, ctl) et quelques crêtes interbranchiales (cibr). Ces dernières sont serrées et orientées antéro-latéralement, comme chez *Polybranchiaspis*. Cette forme possède un court processus rostral et des processus cornuaux à peine développés. Le sinus pectoral est réduit, comme chez *Didymaspis* (fig. 1D) et la partie postérieure (abdominale ?) du bouclier est nettement plus large que la partie antérieure, proprement céphalique. En arrière des sinus pectoraux semblent exister de larges expansions latérales triangulaires qui, peut-être, suppléent les processus cornuaux dans leur rôle d'équilibration du corps.

Les affinités de *Nanpanaspis* sont mal connues, mais il semble présenter assez nettement les caractères des Polybranchiaspiformes. Il est presque certain qu'il représente une famille nouvelle au sein de cet ordre, mais le matériel en est encore trop mal connu pour la décrire.

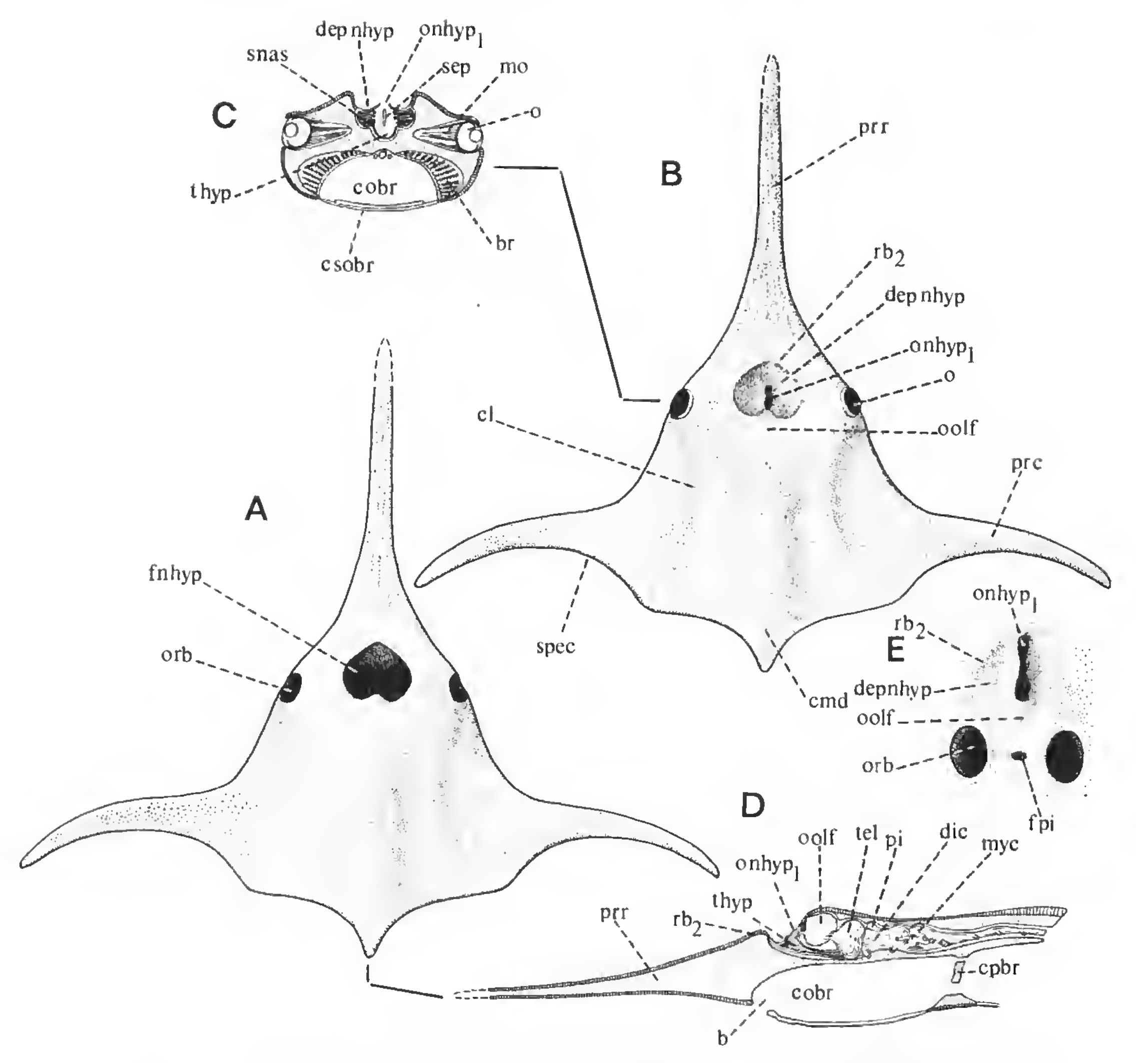


Fig. 3. — *Huananaspis wudinensis* Liu Yü-hai, Dévonien inférieur du Yunnan (Chine) : A, vue dorsale du bouclier céphalique, $\times 2/3$ (d'après Liu Yü-hai, 1973, fig. 2, pl. 1). B, essai de reconstitution des parties molles entourant l'orifice naso-hypophysaire primaire et des yeux, $\times 2/3$. C, section hypothétique transversale au niveau des yeux. D, section hypothétique selon le plan sagittal, $\times 2/3$. E, vue dorsale de la région ethmoïdienne et orbitaire du bouclier céphalique d'un Ostéostracé, montrant la forme subtriangulaire de la dépression naso-hypophysaire.

br, lamelles branchiales ; cl, « côte » latérale ; cmd, crête médio-dorsale ; cpbr, cloison postbranchiale ; csobr, cloison suborale-branchiale ; dic, diencéphale ; mo, muscles de l'œil ; myc, myelencéphale ; o, œil ; $onhyp_1$, orifice naso-hypophysaire primaire ; oolf, organe olfactif ou bombement correspondant à son emplacement ; pi, épiphyse ; rb_2, rebord de la fenêtre ou de la dépression naso-hypophysaire, correspondant au rebord de l'orifice naso-hypophysaire secondaire des Pétromyzontides ; sep, septum séparant les sacs nasaux ; snas, sac nasal ; tel, télencéphale ; thyp, tube adéno-hypophysaire.

(*Autres abréviations, voir légende de la figure 1.*)

Ordre HUANANASPIFORMES ord. nov.

DIAGNOSE. — Galéaspides à bouclier céphalique ou céphalo-thoracique relativement allongé, pourvu de longs processus cornuaux latéraux et d'un long processus rostral. Orbites nettement latérales. Fenêtre naso-hypophysaire large, cordiforme et dont la partie postérieure est située entre les orbites. Pas de foramen pinéal visible.

Famille-type : Huananaspidae Liu Yü-hai, 1973.

DISCUSSION

LIU YÜ-HAI (1973) a placé la famille des Huananaspidés dans l'ordre des Polybranchiaspiformes, ce qui se conçoit si l'on considère, comme il le fait, que la fenestration ici nommée naso-hypophysaire est une ouverture buccale. Cet auteur estime, en effet, que la position dorsale de la bouche est un caractère propre aux Polybranchiaspiformes et dans une certaine mesure, aussi aux Drépanaspides (Hétérostracés). A ceux-ci on pourrait aussi ajouter le genre *Lyktaspis*, du Dévonien du Spitzberg, pourvu d'une bouche dorsale et d'un rostre ventral et qui, s'il possédait un bouclier continu, correspondrait assez bien à l'idée que LIU YÜ-HAI se fait des Polybranchiaspiformes. En fait, *Huananaspis wudinensis*, monotype de l'ordre nouveau des Huananaspiformes, possède, comme tous les Céphalaspidomorphes, un orifice naso-hypophysaire dorsal, en l'occurence assez semblable à celui des Polybranchiaspiformes, et une bouche ventrale. Ce qui distingue indiscutablement les Huananaspiformes des Polybranchiaspiformes, c'est la position tout à fait latérale de leurs orbites et leurs longs processus cornuaux qui indiquent la présence probable d'un large sinus pectoral et de nageoires pectorales. En outre, l'exosquelette des Huananaspiformes est lisse et ne présente pas de sillons sensoriels, pour autant que l'on peut en juger par le genre-type. On ne connaît rien de la structure de la chambre oralo-branchiale chez cet ordre, mais il est probable qu'elle ressemble de très près à celle des Polybranchiaspiformes.

Famille HUANANASPIDAE Liu Yü-hai, 1973

Genre **Huananaspis** Liu Yü-hai, 1973

Huananaspis wudinensis Liu Yü-hai, 1973
(Fig. 3A, B, C, D ; fig. 4N)

Cette forme, provenant également du Dévonien inférieur du Yunnan, se caractérise par un processus rostral (prr) très allongé et des processus cornuaux (prc) falciformes qui ne sont pas sans rappeler ceux de certains Ostéostracés comme les Boréaspidés (fig. 4H) ou les Hoelaspidés. Dorsalement, le bouclier de *H. wudinensis* présente une crête médiane longitudinale dorsale (cml), comme *Polybranchiaspis*, et deux « côtes » longitudinales latérales (cl), plus nettes dans la partie antérieure du bouclier. C'est à l'extrémité antérieure

de ces « côtes » latérales que s'ouvrent les orbites (orb). Mésialement par rapport à chacune des orbites, la surface du bouclier est légèrement bombée. La fenêtre naso-hypophysaire (fnhyp) a le contour d'un cœur élargi et dont la pointe est antérieure. Elle s'étend entre la base du rostre et l'espace interorbitaire. Un léger bombement, postéro-médian par rapport à cette fenêtre, correspond probablement à l'emplacement de la cavité pour l'organe olfactif (oolf), comme c'est le cas chez les Ostéostracés.

L'interprétation de la fenêtre naso-hypophysaire des Huananaspiformes doit être la même que pour celle des Polybranchiaspiformes. Chez *Huananaspis*, celle-ci a le même contour cordiforme que la dépression naso-hypophysaire des Ostéostracés (depnhyp, fig. 3E), ce qui confirme l'interprétation donnée plus haut, à propos de celle des Polybranchiaspiformes. La présence, chez ces formes, d'une fenêtre bucco-nasale du même type que celle que certains auteurs (Novitskaya, 1971, 1973) attribuent aux Amphiaspides nous semble impossible, ne serait-ce que pour des raisons physiologiques : un animal limivore et microphage ne peut en effet posséder un organe olfactif dépourvu de protection et s'ouvrant dans la cavité buccale, sinon il serait exposé à la pénétration des parasites entre les lamelles de son épithélium nasal. Dans tous les cas, la présence d'une cloison palato-subnasale est indispensable (Janvier, 1975 *b*, *sous presse*).

Affinités de l'ordre des Huananaspiformes

Les Huananaspiformes, à en juger par leur genre-type, diffèrent fondamentalement des deux ordres précédents par leur exosquelette dépourvu de sillons sensoriels et, surtout, par la position latérale de leurs yeux. De tous les Galéaspides, ce sont ceux qui s'éloignent le plus du « plan Ostéostracé » encore ébauché chez les Galéaspiformes. A la limite, on pourrait presque les ranger dans une sous-classe à part. Leur degré de parenté avec les autres Galéaspides est encore difficile à apprécier sur la base d'une seule forme, mais il est probable qu'une meilleure connaissance de leur anatomie nous donnera des informations précieuses sur la place à leur attribuer. Le problème peut être formulé de deux façons : soit les Huananaspiformes, par la position latérale de leurs yeux, doivent être considérés comme un groupe primitif voisin de Galéaspides ancestraux, auquel cas les autres ordres seraient plus spécialisés et les Galéaspiformes auraient secondairement acquis le « plan Ostéostracé » ; soit ils constituent un groupe très spécialisé ayant acquis secondairement des yeux latéraux. Nous préférons pour l'instant, les laisser dans une lignée un peu à part au sein des Galéaspides (fig. 4).

Conclusion

Cette redescription des Céphalaspidomorphes du Dévonien inférieur de Chine a pour but essentiel de clarifier la question de la position de l'orifice naso-hypophysaire et de la bouche chez ces formes. Il apparaît comme pratiquement certain que l'orifice naso-hypophysaire primaire était logé, chez les Galéaspides, au fond d'une dépression ou d'un conduit de tissus mous dont la fenêtre naso-hypophysaire constituait l'ouverture externe. Cette fenêtre affecte des formes diverses : en fente médiane chez les Galéaspiformes, en ouverture réniforme chez les Polybranchiaspiformes, en ouverture ovale chez *Nanpanaspis* et

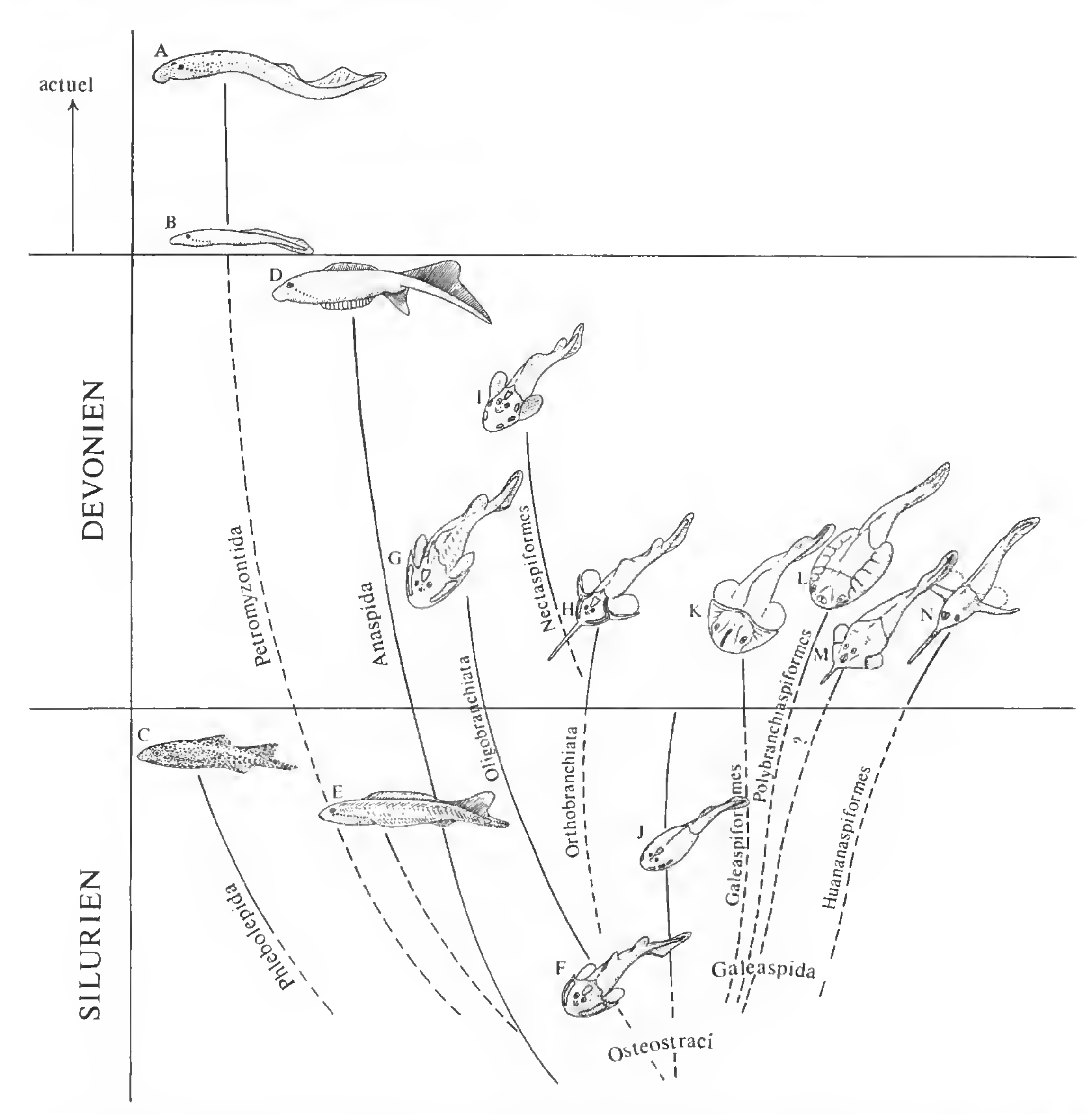


Fig. 4. — Les grandes lignes de l'évolution des Céphalaspidomorphes du Silurien à l'époque actuelle. Les Galéaspides sont ici placés non loin des Ostéostracés ou Céphalaspides. A, *Petromyzon* ; B, *Mayomyzon* (Carbonifère, d'après Bardack & Zangerl) ; C, *Phlebolepis* (d'après Ritchie) ; D, *Endeiolepis* (d'après Stensiö) ; E, *Jamoytius* (d'après Ritchie) ; F, *Procephalaspis* ; G, *Pattenaspis* (d'après Wängsjö) ; H, *Boreaspis* (d'après Wängsjö) ; I, *Nectaspis* (d'après Wängsjö) ; J, *Tremataspis* (d'après Stensiö) ; K, *Galeaspis* ; L, *Polybranchiaspis* ; M, *Nanpanaspis* ; N, *Huananaspis* (K, L, M, N, d'après Liu Yü-hai). La reconstitution du corps et des nageoires de F, G, H, I, K, L, M, N est totalement hypothétique.

cordiforme chez les Huananaspiformes. Du fait de sa disposition, cette fenêtre naso-hypophysaire est donc l'homologue de l'orifice naso-hypophysaire secondaire des Pétromyzontides.

La position ventrale de la bouche est clairement indiquée par l'orientation des crêtes interbranchiales dans la partie antérieure de la chambre oralo-branchiale. Celles-ci présentent en effet la même orientation que celles des Ostéostracés Oligobranchiates. Enfin, les sillons sensoriels observés chez les Galéaspiformes et les Polybranchiaspiformes présentent une répartition assez semblable à celle des canaux sensoriels des Ostéostracés.

Les Galéaspides semblent donc bien représenter une sous-classe à part au sein des Céphalaspidomorphes, bien qu'ils soient vraisemblablement plus proches des Ostéostracés que des autres représentants de cette classe. Un groupe ancestral commun aux Galéaspides et aux Ostéostracés a dû exister à l'Ordovicien ou au Silurien inférieur et l'on peut supposer que les sillons sensoriels ouverts ou les yeux latéraux des Galéaspides représentent des caractères primitifs hérités de ce groupe-souche.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARDACK, D., & R. ZANGERL, 1968. — First fossil lamprey : A record from the pennsylvanian of Illinois. *Science*, **162** : 1265-1267, 2 fig.

HALSTEAD (Tarlo), L. B., 1967. — Agnatha. *In* : W. B. HARLAND *et al.* (éditeurs), The Fossil Record, Geological Society, London : 629-636, 1 fig.

JANVIER, Ph., 1974. — The sensory-line system and its innervation in osteostracans. *Zool. Scripta*, **3** : 91-99, 3 fig.

— 1975 *a*. — Remarques sur l'orifice naso-hypophysaire des Céphalaspidomorphes. *Annals Paléont.*, Paris, 4 fig. (*sous presse*).

— 1975 *b*. — The structure of the naso-hypophysial complex and the mouth in fossil and extant Cyclostomes, with remarks on amphiaspiformes. *Zool. Scripta*, Stockholm, **3** : 193-200, 4 fig.

LIU YÜ-HAI, 1965. — New devonian agnathans of Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, Pékin, **9** (2) : 130-140, 4 pl.

— 1973. — On new forms of Polybranchiaspiformes and Petalichthyida from the devonian of South-West China. *Vertebr. palasiat.*, Pékin, **11** (2) : 132-143, 4 fig., 2 pl.

MOY-THOMAS, J. A., & R. MILES, 1971. — Palaeozoic fishes. 2e éd., Chapman & Hall, London, 259 p.

NOVITSKAYA, L., 1971. — Les Amphiaspides (Hétérostraci) du Dévonien de la Sibérie. *Cah. Paléont.*, 130 p., 81 fig., 23 pl.

— 1973. — Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Hétérostraci. *Colloques int., Cent. natn. Rech. scient.* (*sous presse*).

RITCHIE, A., 1968. — *Phlebolepis elegans* Pander, an Upper Silurian thelodont from Oesel, with remarks on the morphology of thelodonts. *In* : Current problems of lower vertebrate phylogeny, Éd. T. Ørvig, Almqvist & Wiksell. Stockholm : 82-88, 4 fig.

ROBERTSON, G. M., 1938. — The Tremataspidae. *Am. J. Sci.*, **35** : 172-296, 5 fig., 2 pl.

STENSIÖ, E. A., 1932. — Cephalaspids of Great Britain. British Museum (Nat. Hist.), London, 220 p., 24 pl.

WÄNGSJÖ, G., 1952. — The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IX. Morphology and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids, Results of Th. Vogts expedi-

tion 1928 and the English-Norwegian-Swedish expedition in 1939. *Norsk Polarinstit. Skr.*, **97** : 1-611, 108 fig., 118 pl.

WOODWARD, A. S., 1891. — Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.). Part. 2, London : 156-202.

Manuscrit déposé le 25 avril 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 278, janv.-févr. 1975, Sciences de la Terre 41 : 1-16.

Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.